Beiträge

zur Lehre

von der Knochenentwickelung und dem Knochenwachsthume

von

Dr. Friedrich Steudener,
Professor an der Universität in Halle.

Mit 4 Tafeln in Farbendruck
(XX — XIII.)

Besonders abgedruckt aus den Abhandlungen der Naturforsch enden Gesellschaft zu Halle. Bd. XIII.

Halle,
Druck und Verlag von H. W. Schmidt.
1875.

Druckfehler. Auf S. 27 ist statt p. 225 p. 19 zu lesen.

I. Einleitung.

Die bisher gültige Lehre vom Knochenwachsthum, wie sie sich im Verlaufe der letzten 130 Jahre entwickelt hat, stützte sich namentlich auf die Experimentaluntersuchungen von *Duhamel*, *Hunter*, *Flourens*, *Brullé* und *Hugueny*, und schien durch die damit übereinstimmenden Ergebnisse der mikroskopischen Forschungen *Virchow's*, *H. Müller's* und *Kölliker's* in jeder Beziehung fest begründet zu sein. Sie wurde indessen doch vor wenigen Jahren durch die bekannte Arbeit *J. Wolf's**) über die innere Architektur der Knochen, namentlich durch die daraus gezogenen das Knochenwachsthum betreffenden Schlussfolgerungen in ihren Grundlagen auf das heftigste erschüttert. Denn der allgemein angenommenen Ansicht, dass die Knochen wesentlich durch die Anlagerung neuer Schichten von Knochensubstanz wachsen und die definitive Knochenform unter Beihülfe äusserer und innerer Resorption erhalten, stellte *Wolf* die Behauptung entgegen, dass das Knochenwachsthum ausschliesslich interstitiell sei, allein durch gleichmässige allmälige Expansion des Knochengewebes erfolge. Diese mit grosser Bestimmtheit und ohne jede Einschränkung ausgesprochene Behauptung, welche damit die seit einem Jahrhundert von den bedeutendsten Forschern angestellten Experimentaluntersuchungen und mikroskopischen Forschungen als Täuschungen hinstellte, regte natürlich zu wiederholten gründlichen Untersuchungen des Knochenwachsthums an, durch welche denn auch eine Menge neuer überraschender Thatsachen an das Licht gebracht worden sind. Unter diesen Arbeiten sind die beiden von *Strelzoff***) und *Kölliker****) nach

---

*) *Wolf*: Ueber die innere Architektur der Knochen und ihrer Bedeutung für die Frage vom Knochenwachsthum. Virchow's Arch. L, pag 389.

**) *Strelzoff*: Ueber Histogenese der Knochen. Untersuchungen aus dem pathol. Institut zu Zürich. Leipzig 1873.

***) *Kölliker*: Die normale Resorption des Knochengewebes und ihre Bedeutung für die Entstehung der typischen Knochenformen. Leipzig 1873.

einer Reihe vorläufiger Mittheilungen ziemlich gleichzeitig erschienenen von der grössten Bedeutung für diese Frage, stehen aber in ihren Resultaten in einem solchen Gegensatz zu einander, dass mir eine erneuerte Untersuchung der Vorgänge bei der Knochenentwicklung und dem Knochenwachsthum nicht ohne Interesse zu sein schien. Die Resultate dieser Arbeit habe ich bereits der naturforschenden Gesellschaft zu Halle in der Sitzung vom 15. Juli 1874 vorgetragen; äussere Gründe haben die Publikation bis jetzt herausgezogen.

Die Knochenuntersuchungen sind von mir wesentlich nach der von *Strelzoff* angegebenen Methode ausgeführt worden, welche jedenfalls als eine dankenswerthe Bereicherung unserer histologischen Untersuchungsmethoden zu betrachten ist, auch für die Untersuchung pathologischer Verhältnisse der Knochen noch viel verspricht. Als Untersuchungsmaterial habe ich fast ausschliesslich menschliche Embryonen (von der 9. Woche der Entwicklung an) benutzt und nur nebenbei auch Knochen von Säugethierembryonen in Betracht gezogen.

Die Untersuchung der embryonalen Knochen habe ich auf die kleinen Knochen der Extremitäten, die grösseren Röhrenknochen, die Rippen, das Schulterblatt und den Unterkiefer beschränkt und werde ich im Folgenden die Entwicklung und das Wachsthum derselben nach den von mir gefundenen Thatsachen schildern und mich dabei streng an die von *Strelzoff* eingeführten Bezeichnungen halten. Wenn ich dabei auch zum Theil zu ganz anderen Resultaten als *Strelzoff* gekommen bin, so konnte ich doch andererseits viele der von diesem Forscher gefundenen Thatsachen bestätigen. Es wird immer ein grosses Verdienst *Strelzoff's* bleiben, zuerst in so scharfer Weise die Bildung des endochondralen und perichondralen Knochens auseinander gehalten zu haben.

Die auf den Tafeln beigegebenen Abbildungen sind alle mittelst eines Oberhäuser'schen Zeichnenapparates den mikroskopischen Präparaten entnommen und zum Theil photographisch auf die Hälfte verkleinert.

II. Entwicklung und Wachsthum der cylindrischen Knochen.

Die Vorgänge bei der Entwicklung der Knochen aus ihrer knorpligen Anlage lassen sich am leichtesten und schönsten an den kleinen cylindrischen Knochen der Extremitäten verfolgen. Ein Längsschnitt durch die knorplige Anlage eines Phalangenknochen, welche sich zur Verknöcherung vorbereitet, zeigt in ihrer Mitte zunächst eine auffallende Veränderung der Knorpelzellen. Dieselben vergrössern sich zuerst im Centrum zu kugeligen Elementen, welche nur durch schmale Brücken von Knorpelgrundsubstanz von einander getrennt sind. Diese Veränderung der Knorpelzellen schreitet von der Mitte aus nach allen Richtungen gleichmässig fort, bis sie die Seitenflächen der knorpligen Anlage erreicht hat. Der mittlere Theil der letzteren besteht dann aus grosszelligem, die beiden Enden dagegen aus kleinzelligem Knorpel und geht der erstere allmälig in den letzteren über. Der in dieser Weise umgewandelte mittlere Theil der knorpligen Knochenanlage betheiligt sich dann nicht weiter am Wachsthum, welches dagegen an den beiden Enden sowohl in der Längsrichtung als auch im Dickendurchmesser weiter geht. Dadurch bekommt dieselbe scheinbar eine mittlere Einschnürung, welche den ganzen grosszelligen Theil des Knopels umfasst. Gleichzeitig mit diesem Vorgange im Knorpel sondert sich das Perichondrium, die scheinbare Einschnürung des Knorpels nach beiden Seiten überragend, in zwei Schichten, von denen die äussere die bisherige fasrige Beschaffenheit beibehält, während die innere einen vorzugsweise zelligen Charakter bekommt und aus zarten, runden, granulirten Zellen mit sparsamer homogener Intercellularsubstanz besteht. (Osteoplastische Schicht des Perichondrium *Strelzoff's.*) Während nun, vom Centrum aus beginnend und gleichmässig peripherisch fortschreitend, in dem grosszelligen Theil des Knorpels Kalksalze in die Intercellularsubstanz abgelagert werden, bildet sich in der innern Schicht des Perichondriums, dicht der Grenze des Knorpels anliegend, aus den granulirten Zellen in der durch *Waldeyer's* Untersuchungen*) genauer bekannt gewordenen Weise eine dünne Lamelle von Knochen, welche den verkalkten Theil des Knorpels als ein cylindrischer Mantel umgiebt und nach beiden Seiten etwas überragt, während gleichzeitig die äussere Oberfläche desselben von einem epithelartig angeordneten Ueberzug der Zellen der osteoplastischen Schicht bedeckt wird. (Osteo-

*) *Waldeyer* Ueber den Ossificationsprocess. Arch. für mikroskop Anatom. I. pag 354.

blasten *Gegenbaur's*). Diese zuerst vom Perichondrium entstehende Knochenlamelle bezeichnet man nach *Strelzoff* als Grundschicht des perichondralen Knochens. Den verkalkten Theil des Knorpels bezeichnet man bekanntlich als den Verknöcherungs-, richtiger Verkalkungspunkt (Vergl. Taf. XX. Fig. 1.)

Hat die Verkalkung des Knorpels die Seitenflächen und damit den daran grenzenden perichondralen Knochen erreicht, so schreitet sie nur noch nach beiden Seiten in der Längsrichtung des Knorpels fort, in dem zunächst liegenden Knorpelzellen sich vergrössern und in der Achse des Knochens nahezu parallelen Längsreihen sich ordnen, worauf dann zwischen ihnen in der Grundsubstanz Kalksalze abgelagert werden. Mit dem Fortschreiten des Verkalkungsprocesses im Knorpel geht dann die Sonderung des Perichondriums in zwei Schichten und die Bildung einer dünnen, die verkalkte Zone des Knorpels nach beiden Seiten überragenden Knochenlamelle Hand in Hand, wobei die letztere in den älteren Theilen allmälig an Dicke zunimmt.

Schon wenn die Verkalkung des zuerst eingeschnürten Theiles des Knorpels vollendet ist, wird von der osteoplastischen Schicht des Perichondriums aus die neugebildete Knochenlamelle an einer circumscripten Stelle perforirt (Taf. XX. Fig. 2. e) und füllt sich mit einer von einem kleinen Gefäss begleiteten Fortsetzung der osteoplastischen Schicht des Perichondriums an. Von dieser Stelle aus erfolgt dann unter lebhafter Vermehrung der granulationsartigen Zellen eine Eröffnung der Knorpelhöhlen in dem Verkalkungspunkt, wobei die verkalkte Grundsubstanz schwindet und die eingeschlossenen Knorpelzellen einem molekulären Zerfall anheimfallen. (Taf. XX. Fig. 2. d). Während nun an den beiden Enden die Knorpelverkalkung, begleitet von einer Knochenablagerung aus der osteoplastischen Schicht des Perichondriums, weiterschreitet, wird allmälig der ganze Raum des Verkalkungspunktes zu einem mit Granulationszellen und Gefässen erfüllten Hohlraum umgewandelt. Dies ist die erste Anlage der Markhöhle, der primordiale Markraum *Strelzoff's.*

Die bisherige Schilderung der Knochenentwicklung stimmt mit der von *Strelzoff* gegebenen fast vollständig überein, nur lässt er die Eröffnung der Knorpel-

---

*) Ich habe mich, obgleich ich meine Aufmerksamkeit besonders darauf gerichtet hatte, nicht davon überzeugen können, dass die Knorpelzellen der verkalkten Schicht nach oder während der Eröffnung ihrer Höhle in Proliferation gerathen und zu Markzellen werden, wie dies neuerdings wieder von *v. Brunn* (*Reichert's* Arch. 1874. pag I.) behauptet worden ist.

höhlen vor Bildung der perichondralen Grundschicht von der osteoplastischen Schicht direct ausgehen. Für die Phalangen und Metacarpusknochen menschlicher Embryonen habe ich die Eröffnung der Knorpelhöhlen nur in der oben geschilderten Weise eintreten sehen, dabei habe ich hier noch die Beobachtung gemacht, dass die Perforation der Grundschicht des perichondralen Knochens stets in schräger Richtung, übereinstimmend mit der Richtung der foramina nutritia dieser Knochen, welche ja für die meisten Knochen eine typische ist, erfolgt, sodass man demnach diesen Durchbruch der perichondralen Knochenrinde als die embryonale Anlage des foramen nutritium betrachten kann. Ob sich dies für die grösseren Röhrenknochen ebenso gestaltet, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können.

Die weitere Entwicklung des Knochens erfolgt nun in der Weise, dass von der primordialen Markhöhle aus die Höhlen der reihenförmig gelagerten Knorpelzellen, soweit die zwischen ihnen liegende Grundsubstanz verkalkt ist, eröffnet werden und unter Zerfall der Knorpelzellen die Knorpelhöhlen sich mit zarten Gefässschlingen und den granulationsartigen Zellen der Markhöhle anfüllen. Indem ein Theil der letzteren nun zu Osteoblasten wird und sich epithelartig den stehen gebliebenen Resten der verkalkten Knorpelgrundsubstanz anlegt, wird aus ihnen in der bekannten Weise Knochen gebildet und an die gleichsam als Scelet dienenden Reste der verkalkten Knorpelgrundsubstanz angelagert. (Taf. XX. Fig. 3). Es wird also innerhalb des Knorpels Knochen gebildet, welcher aus dicht nebeneinander stehenden, den Knorpelzellenreihen entsprechenden Röhren, welche nach aussen von den Resten der verkalkten Knorpelgrundsubstanz begrenzt werden, besteht. Die Gesammtheit dieser Knochenröhren wird zusammengehalten durch die Grundschicht des perichondralen Knochens. Das eine Ende dieser Röhren mündet in den primordialen Markraum, das andere setzt sich fort in eine der oben beschriebenen Knorpelzellenreihen. Diesen innerhalb des Knorpels gebildeten Knochen, kenntlich an den Einschlüssen verkalkter Knorpelgrundsubstanz, bezeichnet man nach *Strelzoff* als endochondralen Knochen und die an die Grundschicht des perichondralen Knochens anstossende Schicht des endochondralen Knochens als Grundschicht desselben.

Es schreitet nun die weitere Entwicklung des Knochens in der Weise fort, dass die reihenartig gerichteten Knorpelzellen unter allmäliger Einschiebung neuer Reihen sich nach den Enden des Knorpels hin verlängern, gleichzeitig die Verkalkung der Grundsubstanz zwischen ihnen, die Eröffnung der Knorpelhöhlen und die

Anlagerung von Knochen an die sceletartig stehengebliebenen Reste der Knorpelgrundsubstanz in der bereits geschilderten Weise nach den Knorpelenden hin fortschreitet. Da nun aber in dem nicht verkalkten Theile des Knorpels sowohl ein Längenwachsthum als auch ein Dickenwachsthum ununterbrochen stattfindet, so muss der endochondral gebildete Knochen mit dem Fortschreiten der Verknöcherung auch in seinem Durchmesser allmälig zunehmen. Es wird demnach in einem cylindrischen Knochen der endochondral gebildete Knochen die Form zweier mit abgestumpften Spitzen aufeinander gestellter Kegel haben, deren gemeinschaftliche Abstumpfungsfläche dem Querschnitt des Verkalkungspunktes, deren Basen der Verknöcherungsgrenze entsprechen. Mit dem Fortschreiten der endochondralen Verknöcherung werden nun auch gleichzeitig neue Lagen perichondraler Knochen gebildet, welche den endochondralen Knochen im Allgemeinen als concentrische Ringe mit zahlreichen eng gestellten Querverbindungen umgeben. Immer aber überragt die Grundschicht des perichondralen Knochens die Verknöcherungsgrenze um ein Geringes.

Wenn in dem endochondralen Knochen keine weiteren Veränderungen eintreten würden, müsste er bestehen aus einer grossen Zahl dicht nebeneinander gestellter enger Knochenröhren, zwischen denen die Reste verkalkter Knorpelgrundsubstanz als untereinander verschmolzene, die äussere Fläche der Knochenröhen überziehende Röhren eingeschaltet sind. Ein derartiges Bild bekommt man auch an Querschnitten in der Verknöcherungsgrenze. Allein schon in ganz geringer Entfernung davon zeigt sich bereits eine beträchtliche Veränderung des ursprünglichen Zustandes. (Vergl. Taf. XX. Fig. 4.). Neben einzelnen noch erhaltenen einfachen Knochenröhren oder Markräumen finden wir zahlreiche, anscheinend aus mehreren einfachen Markkanälen entstandene weitere, mehrbuchtige Markkanäle, deren innere Wand aus Knochen, deren äussere mit den benachbarten verschmolzen aus verkalkter Knorpelgrundsubstanz besteht. Querschnitte in noch grösserer Entfernung von der Verknöcherungsgrenze genommen zeigen (Taf. XX. Fig. 5.) ein von der ringförmigen Grundschicht des endochondralen Knochens ausgehendes Netz von ziemlich dicken Knochenbalken, welche meist im Centrum zackige Reste verkalkter Knorpelgrundsubstanz einschliessen und ansehnliche Markräume begrenzen. Noch weiter von der Verknöcherungsgrenze entfernt werden diese Knochenbalken spärlicher, aber dicker, und schliessen in ganz unregelmässiger Weise, oft einen solchen Knochenbalken in querer Richtung durchsetzend, Reste von verkalkter Knorpelgrundsubstanz ein. (Taf. XX. Fig. 6.). Es

wandeln sich demnach von der Verknöcherungsgrenze aus nach dem Verknöcherungspunkte hin die engen Markröhren in allmälig immer weiter werdende Markräume um, während gleichzeitig die sie begrenzenden Knochenbalken an Dicke zunehmen.

Strelzoff erklärte diese Erweiterung der Markräume, die natürlich allmälig zur Bildung der Markhöhle führt, durch Expansion der Markräume und interstitielles Wachsthum der sie begrenzenden Knochenbalken. Wenn diese Ansicht richtig wäre, so müssten die mittleren Markräume sich besonders erweitern und dadurch die seitlichen in die endochondrale Grundschicht drängen, wodurch letztere erheblich an Dicke zunehmen würde. Thatsächlich findet nun das letztere nicht statt, ebensowenig eine Erweiterung des Ringes der endochondralen Grundschicht, wie Messungen der entsprechenden Querschnitte von Knochen verschiedenen Alters beweisen. So verhielten sich die Durchmesser des Ringes der perichondralen Grundschicht der Oberschenkel eines 9 wöchentlichen und 4 monatlichen Embryo im Verkalkungspunkte durchaus gleich, während doch, wenn ein interstitielles Wachsthum oder Expansion des Knochens während dieser Zeit stattgehabt hätte, sich der Durchmesser des perichondralen Knochenringes beim 4 monatlichen Embryo erheblich vergrössert haben müsste*).

Die Hauptstütze für die Expansion des Knochengewebes findet *Strelzoff* darin, dass in den jüngeren Knochenbälkchen die Knochenkörperchen näher zusammenstehen als in den älteren. Die Messungen des Abstandes zweier Knochenkörperchen hat nun *Strelzoff* in der Weise ausgeführt, dass er die zwischen je zwei Knochenkörperchen liegende Knochensubstanz gemessen hat. Vielfach nach dieser Methode von mir ausgeführte Messungen haben mir dasselbe Resultat ergeben. *Strelzoff* hat aber übersehen, dass die Knochenkörperchen in den jüngsten Knochenbälkchen bedeutend grösser, oft über das Doppelte grösser als in den älteren Knochenbalken sind. Sie werden mit dem zunehmenden Alter kleiner, indem ein Theil ihres Protoplasma noch in Knochengrundsubstanz umgewandelt wird. Hierdurch rücken dieselben natürlich scheinbar auseinander. Stellt man nun die Messungen des Abstandes der Knochenkörperchen untereinander so an, dass man die Entfernung vom Centrum des einen bis zum Centrum des nächsten bestimmt, so erhält man geradezu um-

*) Zu ganz demselbem Resultat ist *Heuberger* (Verhandl. der phys. medic. Gesellschaft zu Würzburg N. F. VIII. pag. 19) gekommen.

gekehrte Resultate wie *Strelzoff*; man findet dann nämlich in den älteren Knochenbälkchen die Knochenkörperchen näher aneinander stehen als in den jüngeren, wie sich aus nachstehender Tabelle ergiebt:

Bezeichnung des Knochens.		Mittlere Entfernung	Grösste der Knochenkörperchen.	Kleinste
Femur eines 5mon. Embryo. Querschnitt.	Perichondrale Grundschicht.	0.018	0,037	0,006
	Jüngste perichondrale Schicht.	0,025	0,043	0,012
Tibia eines 7mon. Embryo. Längsschnitt.	$1{,}5^{cm}$ von der Verknöcherungsgrenze.	0,025	0,040	0,015
	Unmittelbar an der Verknöcherungsgrenze.	0,030	0,046	0,015

Es bietet demnach das Verhalten der Knochenkörperchen untereinander durchaus keine Veranlassung, ein interstitielles Knochenwachsthum anzunehmen.

Zerlegt man einen Knochen von der Verknöcherungsgrenze ausgehend gegen die Diaphyse hin in aufeinander folgende mikroskopische Querschnitte und unterwirft dieselben einer vergleichenden Betrachtung, so zeigt sich ganz evident, wie die Vergrösserung der Markräume allein dadurch zu Stande kommt, dass die Zwischenwände zweier oder mehrer benachbarter verschwinden und so grössere Markräume gebildet werden. Weiter erkennt man, dass die dadurch entstandenen Knochenbalken durch Anbildung von Knochensubstanz gleichmässig verdickt werden, dass aber ferner auch diese Balken theilweise verschwinden, um dann durch Anbildung von Knochensubstanz in ganz anderer Richtung fortgeführt zu werden. Letztere zeigen dann das regelmässige Verhalten der verkalkten Knorpelgrundsubstanz zu der angelagerten Knochensubstanz, wie es in den jüngeren endochondralen Knochenbalken sich findet, nicht mehr, sondern dieselben sind theils gar nicht vorhanden, theils in regelloser Weise durch dieselben zerstreut. (Taf. XX. Fig. 6 u. 7). Verfolgt man die Querschnitte noch weiter, so kommt man an einen Punkt, wo nur die Grundschicht des endochondralen Knochens allein noch übrig geblieben ist, die endochondralen Knochenbalken dagegen sämmtlich verschwunden sind. Erstere zeigt auch jetzt keine Verdickung.

Weiter findet man dann auch den bisher intakten Ring der endochondralen Grundschicht an einer Stelle durchbrochen; die Bildung der Markhöhle greift nun auch auf das Gebiet des perichondralen Knochens über. (Taf. XX. Fig. 8). Endlich kommt man dann an eine Stelle, wo sowohl die endochondrale als auch die perichondrale Grundschicht des Knochens verschwunden ist und die erweiterte Markhöhle nur von perichondralen Knochenbalken begrenzt wird. Damit übereinstimmend lehren Längsschnitte durch den Knochen, dass, von der Verknöcherungsgrenze ausgehend, nach der Diaphyse zu die Zahl der endochondralen Längsbalken erheblich abnimmt, aber die bestehen bleibenden an Dicke zunehmen. Weiter nach der Diaphyse zu verschwindet schliesslich die endochondrale Grundschicht vollständig und die perichondrale Grundschicht bildet die Begrenzung der Markhöhle, bis auch letztere verschwindet und die perichondralen Markkanäle, welche der Oberfläche des endochondralen Knochens parallel verlaufen, sich spitzwinklig in die Markhöhle öffnen. Es verschwindet also von dem primordialen Markraum ausgehend unter Erweiterung der Markhöhle der endochondrale Knochen mehr und mehr nach den Enden zu.

Diese Veränderungen im Inneren des Knochens lassen sich durchaus nich durch Expansions- oder interstitielle Wachsthums-Vorgänge erklären, um so weniger, als wir, wie ich oben durch Messungen der Knochenkörperchen-Abstände gezeigt habe, kein einziges sicheres Kennzeichen für ein interstitielles Knochenwachsthum besitzen. Das Schwinden der endochondralen und perichondralen Grundschicht, deren Erhaltenbleiben durch alle Stadien der Entwicklung *Strelzoff* betont, die Ausdehnung der Markhöhle auf den perichondralen Knochen (Vergl. Taf. XX. Fig. 8. XXIII. Fig. 5) widersprechen der Annahme einer Expansion des Knochens geradezu. Wir sind demnach genöthigt eine Combination von Resorptions- und Appositions-Vorgängen anzunehmen, welche die Erweiterung und Umgestaltung der aus den Knorpelzellenreihen hervorgegangenen Markräume bewirkt und schliesslich zur Bildung und Erweiterung der einfachen Markhöhle führt. Bei diesen Vorgängen findet dann allerdings eine Art von Wanderung der endochondralen Knochenbalken, aber in anderm Sinne als *Strelzoff* meint, statt: es wird nämlich an der einen Seite Knochensubstanz resorbirt und gleichzeitig an der anderen angelagert, wodurch der betreffende Knochenbalken allmälig eine ganz andere Lage und Richtung bekommt. Durch dieses Wandern der

endochondralen Knochenbalken erklärt sich dann auch das Verschwinden der in ihnen ursprünglich enthalten gewesenen Reste verkalkter Knorpelgrundsubstanz, was *Strelzoff* der Expansionstheorie zu Liebe auf eine etwas künstliche Weise vor sich gehen lässt*), von der ich mich, obgleich ich meine Aufmerksamkeit ganz besonders darauf gerichtet habe, nicht habe überzeugen können. Er hat dabei wohl der Leistungsfähigkeit der Knochenkörperchen etwas zu viel zugemuthet, zu gleicher Zeit Knochen neubildend und Knorpelgrundsubstanz auflösend zu wirken. Auch der Umstand, dass diese Knorpelreste selbst in den alleräItesten Theilen annähernd denselben Durchmesser wie in den jüngstgebildeten haben, spricht gegen eine allmälige Resorption innerhalb der Knochensubstanz.

Die oben geschilderten Vorgänge bei der Entwicklung der Knochen und das weitere Wachsthum derselben durch Apposition an den Enden und Seiten, würden bei ihrem Abschluss nicht zur typischen definitiven Knochenform führen. Die Herstellung der letzteren erfordert gewisse Veränderungen der Knochenform, welche aus dem einfachen appositionellen Wachsthum hervorgeht, nämlich Resorptionen an der Oberfläche.

Wenn man Querschnitte der langen Röhrenknochen schon etwas älterer Embryonen macht, so werden einem bei der Betrachtung derselben öfters Schnitte auffallen, bei denen an einer Stelle der endochondrale Knochen direkt an das Periost grenzt, demnach an solchen Stellen der perichondrale Knochen vollständig fehlt. *Strelzoff* beschreibt diese Stellen als aplastische, an denen überhaupt kein perichondraler Knochen gebildet worden sei, dessen Bildung überhaupt nicht in ganz regelmässiger Weise erfolge.

Von der Unrichtigkeit dieser Annahme kann man sich sehr leicht überzeugen, wenn man einen Knochen, an dem eine derartige aplastische Stelle in eniem gewissen Stadium der Entwicklung vorkommt, in den jüngeren Entwicklungsstadien auf das Verhalten der periostalen Knochenrinde an der betreffenden Stelle prüft. Man findet dann jederzeit, wie ich schon früher hervorgehoben habe, eine die Verknöcherungsgrenze etwas überragende Lamelle perichondralen Knochens, namentlich aber auch an der Stelle, welche später der aplastischen entspricht. Wie *Kölliker***)

---

*) *Strelzoff* a. a. O. pag. 35.

**) *Kölliker* die normale Resorption des Knochengewebes. pag. 39.

habe auch ich niemals die aplastischen Flächen bis zum epiphysären Knorpel reichen sehen, sondern von dem letzteren immer durch eine dünne Lamelle perichondralen Knochen abgegrenzt gefunden, so dass also die aplastischen Flächen Inseln darstellen von allen Seiten mit perichondralen Knochen umgeben. Demnach ist das Fehlen des perichondralen Knochens an den aplastischen Stellen wohl kaum anders als durch eine nach ihrer Bildung eingetretene Resorption zu erklären.

Ein genaueres Studium der aplastischen Flächen auf Querschnitten zeigt nun aber weiter, dass diesen Stellen auch häufig die endochondrale Grundschicht und, wie sich aus der Form des endochondralen Knochenquerschnittes ergiebt, auch ein mehr oder weniger beträchtliches Stück des endochondralen Knochens selbst fehlt (Taf. XX. Fig. 7.), und demnach die endochondralen Markräume offen gegen das Periost münden. Dies Verhältniss tritt namentlich an Längsschnitten durch aplastische Stellen sehr deutlich hervor. Derartige Bilder scheinen *Strelzoff* bei seinen Untersuchungen gar nicht aufgestossen zu sein, da er das stetige Vorhandensein der endochondralen Grundschicht in allen Entwicklungsstadien des embryonalen Knochens so sehr betont. Da nun nach der früher gegebenen Schilderung der Entwicklung des endochondralen Knochens das Fehlen der Grundschicht unmöglich ist, so bleibt nichts anderes übrig, als derartige Stellen durch äussere Resorption entstanden zu erklären.

III. Entwicklung der Rippen und des Schulterblatts.

Bei den platten Knochen, welche aus einer knorpligen Anlage entstehen sind, die ersten Vorgänge der Knochenentwicklung ganz dieselben wie bei den cylindrischen Knochen und nur durch die andere Gestalt in gewissem Grade modificirt. Die Rippen schliessen sich in dieser Beziehung am nächsten an die langen cylindrischen Knochen an. Der Verkalkungspunkt der knorpligen Anlage erscheint etwas näher dem hinteren als dem vorderen Ende der Rippe liegend und ist umgeben von einer dünnen Lamelle perichondralen Knochens. Von hier aus bildet sich der endochondrale Knochen als doppelter Kegel genau in derselben Weise wie bei den langen cylindrischen Knochen, begleitet von einer Ablagerung perichondralen Knochens, welche den endochondralen Knochen mantelartig umgiebt. Sehr bald aber schwindet derselbe zunächst über dem Verkalkungspunkt an der inneren Fläche der Rippe und während sich an der Aussenseite entsprechende neue Lagen perichondralen Knochens bilden, schreitet die Resorption an der Innenfläche sowohl in der queren als in der Längsrichtung nach beiden Seiten hin fort. Es schwindet demnach allmälig der endochondrale Knochen gänzlich, ja auch der ursprünglich an der Aussenseite gebildete perichondrale Knochen wird ebenfalls unter fortschreitender Ablagerung neuer Schichten an der äusseren Rippenfläche resorbirt, was man an dem Verschwinden der perichondralen Grundschicht und dem Verlauf der Markkanäle sehr leicht erkennen kann.

Zerlegt man vom Rippenknorpel aus gegen den Verkalkungspunkt hin, am besten bei einem Embryo von 5 bis 6 Monaten, eine Rippe in aufeinander folgende Querschnitte, so zeigt der in der Verknöcherungszone liegende Querschnitt (Taf. XXI. Fig. 1.) den endochondralen Knochen von einem vollständigen Ringe perichondralen Knochens umgeben. In den darauf folgenden Querschnitten wird letzterer an der Innenseite der Rippe allmälig dünner, während an der äusseren und unteren Seite eine stärkere Anbildung perichondralen Knochens stattfindet. Dann verschwindet der perichondrale Knochen an der Innenseite gänzlich, es verschwindet weiterhin auch die Grundschicht des endochondralen Knochens und endlich der endochondrale Knochen selbst mehr und mehr, während gleichzeitig an der Aussenseite durch Auflagerung neuer Schichten der perichondrale Knochen mächtiger wird (Taf. XXI. Fig.

2—6). Schliesslich finden wir den Rippenquerschnitt nur noch aus perichondralen Knochen gebildet.

Dem entsprechend zeigen Längsschnitte durch die Rippen, dass sowohl am Wirbel- wie am Brustbeinende die endochondrale Knochenbildung in der gewöhnlichen Weise vorschreitet, dagegen nach der Mitte der Rippe zu mehr und mehr durch Resorption schwindet. (Taf. XXI. Fig. 7 u. 8). Es erscheint daher im Längsschnitt einer Rippe der endochondrale Knochen in der Form zweier Kegel, deren Basen in der Verknöcherungsgrenze der Wirbel- und der Brustbeinseite, deren Spitzen aber im inneren Rippenrande durch eine beträchtliche mit dem Alter der Rippen zunehmende Menge perichondraler Knochen getrennt liegen. Diese Verschiebung des ursprünglich ganz central gelegenen endochondralen Knochens an den inneren Rand der Rippe, die Trennung in zwei mit dem Alter sich mehr und mehr entfernende Abschnitte kann nur allein durch einen Resorptionsprocess an der inneren Fläche erklärt werden und bieten demnach die Rippen ein ganz ausgezeichnetes Präparat zur Demonstration der äusseren Resorption. *Strelzoff* scheint die Rippen gar nicht in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen zu haben, sonst würde ihn wohl der Befund daselbst zu einer anderen Auffassung seiner aplastischen Flächen geführt haben.

Das Schulterblatt entwickelt sich aus einer knorpligen Anlage, an der die Spina noch sehr wenig hervortritt. Mit dem Auftreten des Verkalkungspunktes im Körper des Schulterblattes, der hier eine platte linsenförmige Gestalt besitzt, bildet sich, ehe noch die Verkalkung die Oberfläche erreicht hat, von der osteoplastischen Schicht des Perichondriums aus auf der inneren und äusseren Fläche des Schulterblattes eine dünne Lamelle perichondralen Knochens, welche sich über die verkalkte Stelle erstreckt und dieselbe an den Rändern noch etwas überragt (Taf. XXII. Fig. 1). Wenn die Verkalkung des Knorpels die Oberfläche oder vielmehr den perichondralen Knochen erreicht hat, tritt die Kanalisation des verkalkten Knorpels und die Bildung von endochondralen Knochen ganz in derselben Weise wie bei den cylindrischen Knochen ein, nur dass es hier nicht zur Bildung eines eigentlichen primordialen Markraumes kommt. Die weitere endochondrale Verknöcherung schreitet dann in der gewöhnlichen Weise in der ganzen Peripherie des linsenförmigen Verkalkungspunktes fort. Wenn die Verknöcherungsgrenze bis in die Gegend des Ansatzes der Spina scapulae angelangt ist, beginnt in der Fossa infraspinata und subscapularis im oberen Theil die perichondrale Knochenrinde zu schwinden, so jedoch, dass an der

Verknöcherungszone dieselbe erhalten bleibt und mit dem Fortschreiten der Verknöcherung ebenfalls fortschreitet (Taf. XXII. Fig. 2.) Weiter schwinden dann auch an diesen beiden Stellen die oberflächlichen Theile des endochondralen Knochens. Hat nun die fortschreitende endochondrale Verknöcherung die Fossa supraspinata erreicht, so spaltet sie sich in zwei Richtungen für den oberen Theil des Körpers und für die Spina, indem gleichzeitig auch in der Fossa supraspinata die Bildung perichondralen Knochens erfolgt, welche die fortschreitende endochondrale Verknöcherung begleitet. Je mehr die letztere in der Spina und dem oberen Theil des Körpers fortschreitet, desto mächtiger wird die Ablagerung perichondralen Knochens in der Fossa supraspinata, desto weiter schreitet aber auch der Schwund des endochondralen Knochens in den oberen Theilen der Fossa infraspinata und subscapularis vor, erreicht schliesslich die Grundschicht des perichondralen Knochens in der Spina und greift auch auf denselben selbst über, während in der Spina und dem oberen Ende des Körpers die endochondrale Knochenbildung noch weiter fortschreitet. Die perichondrale Knochenrinde schwindet dann zuerst in der Fossa subscapularis, dem dann wieder ein Schwinden des endochondralen Knochens daselbst folgt, sodass schliesslich im oberen Theile des Körpers der Scapula nur perichondraler Knochen, abstammend von dem perichondralen Knochen der Fossa supraspinata, vorhanden ist. (Taf. XXII. Fig. 3). Die gleiche Veränderung tritt später auch von der Fossa infraspinata aus an der Spina selbst ein, sodass auch die Spina schliesslich nur aus perichondralen Knochen von der Fossa supraspinata stammend gebildet wird (Taf. XXII. Fig. 4). Beim Neugebornen zeigt ein Sagittalschnitt der Scapula nur unterhalb der Spina im Körper endochondralen Knochen, dessen Balken durch reichliche Anlagerung von Knochensubstanz auf Kosten der Markkanäle stark verdickt sind, dessen Dickendurchmesser jedoch den der ehemaligen knorpligen Anlage nicht überschreitet. Nur gegen das untere Ende des Körpers findet man die Verknöcherung des Knorpels fortschreitend begleitet von einer dünnen Lamelle perichondralen Knochens; Spina und oberer Theil des Körpers sind dagegen nur aus perichondralen Knochen gebildet.

Ziemlich lange hält sich am äussersten Ende der Spina ein kleiner Knorpelrest, der aber schliesslich ebenfalls verkalkt und durch eine sehr unregelmässige Eröffnung der Knorpelhöhlen kanalisirt und in endochondralen Knochen umgewandelt wird. Hierbei kommt es vor, dass kleine Stellen verkalkten Knorpels vollständig im

Knochen eingeschlossen erscheinen, wodurch bisweilen der Anschein entsteht, als wenn der Knorpel direct ossificirte. Später verschwindet jedoch auch hier dieser letzte Rest von endochondralen Knochen.

Aus dem Mitgetheilten, sowie namentlich aus einer Vergleichnng der abgebildeten Präparate, ergiebt sich, dass bei der Bildung der Scapula äussere Resorptionsvorgänge für die Entwicklung der Form und das Wachsthum derselben von der grössten Bedeutung sind. Die von mir nach meinen Untersuchungen hier gegebene Schilderung der Entwicklung und des Wachsthums der Scapula weicht in vielen Beziehungen von der ab, welche *Strelzoff* *) nach seinen an Schafembryonen gewonnenen Resultaten gegeben hat. Da mir letztere grade nicht zu Gebote stehen, muss ich es dahingestellt sein lassen, ob bei Thieren der Entwicklungsmodus ein anderer ist als bei Menschen.

*) *Strelzoff* a. a. O. p. 76.

IV. Die Entwicklung des Unterkiefers.

Von allen knorplig vorgebildeten Knochen bietet der Unterkiefer dem Studium seiner Entwicklung und seines Wachsthums die grössten Schwierigkeiten, ja die Frage, ob derselbe ganz oder nur theilweise knorplig vorgebildet sei, ist noch nicht vollständig sicher entschieden. So lässt *Kölliker**) den Knochen aus einer theilweise membranösen Anlage hervorgehen, während *Strelzoff***) der Meinung ist, dass er sich mit einer vollständig knorpligen Anlage entwickelt.

Ich habe mich nun nicht überzeugen können, dass der Processus condyloideus und der Processus alveolaris sich aus einer einzigen knorpligen Anlage ausbildet, wie es *Strelzoff* vom Schwein abbildet. Es gelang mir nicht am Unterkiefer eines 9 wöchentlichen menschlichen Embryo, von welchem Alter ich allerdings nur ein einziges Exemplar untersuchen konnte, eine knorplige Verbindung zwischen Processus condyloideus und Processus alveolaris aufzufinden. Ich will indessen darauf nicht zu viel Gewicht legen, da man bei einem so kleinen Objekt leicht durch eine falsche Schnittrichtung getäuscht werden kann. An etwas älteren Embryonen fand ich immer eine zarte knöcherne Verbindung des Gelenk- und des schon vollständig knöchernen Alveolarfortsatzes, welche es mir einigermassen wahrscheinlich macht, dass eine knorplige Verbindung der beiden Theile nicht existirt, da diese Knochenlamelle ebenso wenig wie der hintere Theil des Alveolarfortsatzes den Charakter endechondralen Knochens zeigte.

Der Unterkiefer eines 12 wöchentlichen Embryo zeigte schon eine ziemlich fortgeschrittene Verknöcherung. Frontalschnitte durch den Processus condyloideus und alveolaris gelegt, ergaben einen kegelförmigen knorpligen Gelenkfortsatz, dessen nach dem Processus alveolaris hin gerichtete Spitze eingefasst war von einer schmalen Lamelle perichondraler Knochen (Taf. XXIII. Fig. 1.). Letztere setzte sich als eine schmale Verbindungsbrücke nach dem aus anastomosirenden Knochenbälkchen gebildeten Processus alveolaris fort Nach innen davon liegt durch das Periost getrennt der Meckelsche Knorpel, hinsichtlich dessen ich bemerken muss, dass ich eben-

---

*) *Kölliker* a. o. O. p. 31.

**) *Strelzoff* a. o. O. p. 45.

sowenig wie *Strelzoff* eine Betheiligung desselben an der Unterkieferbildung, wie *Stieda**) angiebt, beobachtet habe. Der Knorpel des Gelenkfortsatzes war in der von der perichondralen Knochenlamelle eingefassten Spitze in der gewöhnlichen die endochondrale Knochenbildung vorbereitenden Weise verkalkt, der Alveolarfortsatz war noch wenig ausgebildet und zeigte alle Eigenthümlichkeiten des perichondralen Knochens. Knorpelreste oder Reste verkalkter Knorpelgrundsubstanz habe ich im hinteren Theile desselben überhaupt nicht gefunden. Ein gleicher Frontalschnitt durch den Gelenk- und Alveolarfortsatz eines etwas älteren Embryo bietet nun schon beträchtliche Veränderungen. (Taf. XXIII. Fig. 2.). Die innere perichondrale Knochenlamelle des Gelenkfortsatzes ist geschwunden und die Grenzlinie des verkalkten Knorpels gegen das Perichondrium erscheint in unregelmässiger Weise ausgezackt. Stärkere Vergrösserung zeigt, dass diese zackige Grenzlinie durch eine von der inneren Fläche des Gelenkfortsatzes ausgehende oberflächliche Eröffnung der Knorpelhöhlen und Resorption der verkalkten Knorpelgrundsubstanz bewirkt wird. Die Verkalkung des Knorpels ist beträchtlich gegen die Gelenkfläche hin vorgeschritten und nur am Verkalkungsrande findet sich an der Innenseite des Gelenkfortsatzes ein kleiner Rest der perichondralen Knochenlamelle erhalten.

Von der Innenseite des verkalkten Theiles des Gelenkfortsatzes beginnt nun, wie Schnitte an noch älteren Embryonen zeigen, eine höchst unregelmässige Kanalisation des Knorpels durch Eröffnung der Knorpelhöhlen und Eindringen der wuchernden Zellen der osteoplastischen Schicht des Perichondriums. Diese Markkanäle sind von sehr unregelmässiger Gestalt, halten aber im Allgemeinen an der Längsrichtung des Gelenkfortsatzes in ihrem Verlaufe fest und gehen Anastomosen nach verschiedenen Richtungen unter einander ein. An ihrer inneren Oberfläche erfolgt dann in der gewöhnlichen Weise durch die Thätigkeit der hineingewucherten Markzellen eine Ablagerung endochondralen Knochens, wobei nun nicht selten grössere Strecken verkalkten Knorpels in den endochondralen Knochen eingeschlossen erscheinen, deren Knorpelhöhlen jedoch noch nachträglich eröffnet und meist vollständig mit Knochensubstanz ausgefüllt werden. In noch weiter entwickelten Embryonen (5. u. 6ten Monat) wird dann der Verknöcherungsprocess in seinem Vorschreiten gegen den Gelenkkopf regelmässiger (Taf. XXIII, Fig. 3); es bildet sich eine grade Verknöcherungszone aus, nur kommt es meist nicht zur Bildung längerer Reihen von ge-

*) *Stieda.* Die Bildung des Knochengewebes. Leipzig 1872. pag. 5.

richteten Knorpelzellen am Verkalkungsrande, wie es bei den cylindrischen Knochen der Fall ist. Man kann sich jedoch sehr deutlich an der Verknöcherungsgrenze von der Eröffnung der Knorpelhöhlen, dem Zerfall der Knorpelzellen und der Anlagerung des endochondralen Knochens an die stehengebliebenen Reste der verkalkten Knorpelgrundsubstanz überzeugen. Die innere perichondrale Knochenrinde fehlt auch hier bis auf einen kleinen Rest an der Verknöcherungsgrenze und münden die endochondralen Markräume meist unter mehr oder weniger spitzen Winkeln gegen das Perichondrium.

Mit dem weiteren Wachsthum des Unterkiefers schwindet dann mehr und mehr der endochondrale Knochen an der Innenseite, während der perichondrale Knochenf an der Aussenseite durch Ablagerung neuer Schichten verstärkt wird. Das Wachsthum des Gelenkknorpels erfolgt vorzüglich nach oben und aussen, wie man an der Form des Gelenkkopfes erkennen kann.

Zu ganz anderen Resultaten ist *Strelzoff**) bei der Untersuchung des Unterkiefers gekommen. Danach soll hier an Stelle der endochondralen Verknöcherung eine Canalisation des Knorpels und direkter Uebergang desselben in Knochen (metaplastische Ossification) erfolgen. Von der letzteren habe ich mich nun nicht überzeugen können. Die den verkalkten Knorpel umgebende Lamelle von Knochen, welche ich als perichondrale ansehe, erscheint zwar bisweilen diffuse in den angrenzenden Knorpel überzugehen. Aber ganz ähnliche Bilder kann man gelegentlich an der Verknöcherungsgrenze cylindrischer Knochen beobachten, wenn, wie dies nicht selten vorkommt, die perichondrale Grundschicht, die verkalkte Knorpelzone überragend, dem nicht verkalkten Knorpel direkt anliegt. Erst mit dem Eintritt der Knorpelverkalkung tritt eine schärfere Sonderung zwischen Knorpel und Knochen ein. An dem an Stelle des Knorpels im Innern des Unterkiefers entstandenen Knochen habe ich derartige Uebergänge niemals beobachtet. Das Einzige, was auf einen direkten Uebergang des Knorpels in Knochen hindeuten könnte, ist das schon bei der Scapula erwähnte Vorkommen von grösseren Strecken verkalkter Knorpelgrundsubstanz eingeschlossen in endochondral gebildeten Knochen. Hier kommen bisweilen Bilder vor, die den Anschein gewähren, als wenn an der inneren Wand einer Knorpelhöhle Knochen gebildet würden und die Knorpelzelle zum Knochenkörperchen würde. Genauere Betrachtung und stärkere

---

*) *Strelzoff*, a. o. O. pag. 46.

Vergrösserung zeigten jedoch immer, dass es sich um eine eröffnete Korpelhöhle und eine darin liegende Markzelle handelte, welche in benachbarten das gleiche Aussehen darbietenden Knorpelhöhlen zu zwei, dreien oder noch mehreren lagen (Taf. XXIII. Fig. 4.). Es werden demnach diese eingeschlossenen Stücke verkalkten Knorpels nachträglich kanalisirt und in endochondralen Knochen umgewandelt.

V. Das postembryonale Knochenwachsthum.

Die in den vorhergehenden Abschnitten mitgetheilten Untersuchungen haben bezüglich der Entwicklung und des Wachsthums der Knochen ein so übereinstimmendes Resultat ergeben, dass man dasselbe wohl ohne weiteres auch auf die übrigen aus einer knorpligen Anlage hervorgehenden Knochen, welche von mir nicht untersucht worden sind, ausdehnen kann. Man hat demnach bei allen knorplig präformirten Knochen nach den Untersuchungen *Strelzoff's* die endochondrale und perichondrale Knochenbildung streng zu unterscheiden. Es erfolgt während der embryonalen Periode der Entwicklung Vergrösserung der Knochen sowohl durch Wachsthum der knorpligen Enden mit nachfolgender allmäliger Umbildung des Knorpels in Knochen (fortschreitende endochondrale Verknöcherung), als auch durch Neubildung von Knochengewebe von der osteoplastischen Schicht des Perichondriums aus (fortschreitende perichondrale Verknöcherung. Die Herstellung der typischen Knochenform, die Bildung der Markhöhle erfolgt durch äussere und innere Resorptionsvorgänge.

Die histologische Untersuchung wachsender Knochen aus der postembryonalen Periode ergiebt nun in keinem Punkte Abweichungen von den Erscheinungen, welche die embryonalen Knochen darbieten. Demnach halte ich mich gegenüber der neuerdings aufgestellten Theorie des ausschliesslichen oder theilweisen interstitiellen Knochenwachsthums mit Rücksicht darauf, dass während des ganzen Verlaufs der embryonalen Entwicklung eine Knochenexpansion nicht stattfindet, oder wenigstens ein sicheres Kennzeichen derselben bisher nicht nachgewiesen ist, zu dem Schlusse berechtigt, dass auch das postembryonale Knochenwachsthum, bis zu seinem definitiven Abschluss genau nach denselben Gesetzen wie das embryonale vor sich geht.

Unter den Kämpfern für das interstitielle Knochenwachsthum ist wohl *Wolf* am weitesten gegangen. Bereits im Jahre 1868 hatte er auf Grund einer Wiederholung der *Flourens*'schen Experimente in einer vorläufigen Mittheilung*) einige Thatsachen mitgetheilt, welche auf eine Expansion des Knochengewebes neben dem appositionellen Wachsthum hinzudeuten schienen. *Wolf* sprach darin zugleich aus, dass die von *Flourens* aufgestellten Behauptungen falsch, die von ihm gegebenen Abbildungen nicht von wirklichen Präparaten entnommen, sondern erdichtet seien. Während er in dieser vorläufigen Mittheilung neben dem interstitiellen Knochenwachsthum auch dem appositionellen noch eine gewisse Berechtigung lässt, gelangt er dann in einer späteren Arbeit**) wesentlich aus mathematischen Gründen dahin, „jeden letzten Rest der Juxtapositionstheorie über Bord zu werfen“ und das interstitielle Knochenwachsthum oder die Knochenexpansion als den allein möglichen Wachsthumsvorgang anzunehmen. *Wolf* kam zu diesem Resultat durch Vergleichung der inneren Architektur der Knochen aus verschiedenen innerhalb der Grenze des Knochenwachsthums liegenden Lebensaltern. Er fand, dass die nach statischen Gesetzen aufgebaute Architektur der Spongiosa in derartigen Knochen unter sich geometrisch ähnlich sei und stellt dabei die Behauptung auf, dass die jedem Knochen eigenthümliche Architektur sich schon bei der embryonalen Entwicklung der Knochen durch Vererbung ausbilde, dass demnach bei der Ossification des Knorpels jede Stelle sofort die für dieselbe nothwendige Architektur bekomme.***) Er leitet daraus das bisher unbekannte wichtige Gesetz ab, dass die Ossification der knorpligen Anlage an jeder einzelnen Stelle in einer vollkommen differenten für jede Stelle in einer derselben eigenthümlichen Richtung vor sich gehe.†) Aus der geometrischen Aehnlichkeit verschiedenaltriger Knochen folge nun mit aller Bestimmtheit, dass ein Knochenwachsthum ohne Störung der geometrischen Aehnlichkeit nicht anders als durch gleichmässige sanfte Expansion aller Theile erfolgen könne.

Es ergiebt sich nun aber bei einer Vergleichung zweier entsprechenden Schnitte aus einem embryonalen und erwachsenen Knochen auf den ersten Blick, dass die von *Wolf* seiner Theorie zu Liebe behauptete geometrische Aehnlichkeit der inneren

*) *Wolf*: Ueber Knochenwachsthum. Berliner Klin. Wochenschrift. 1868. V. pag. 62.

**) *Wolf*: Ueber die innere Architektur der Knochen und ihre Bedeutung für die Frage vom Knochenwachsthum. Virchow's Arch. L. pag. 389.

***) *Wolf*, a. o. O. pag. 445.

†) *Wolf*, a. o. O. pag. 446.

Architektur embryonaler und ausgewachsener Knochen faktisch nicht vorhanden ist, und ist es mir eigentlich ganz unbegreiflich, was *Wolf*, wenn er wirklich jemals eine derartige Vergleichung angestellt hat, zu dieser unrichtigen Behauptung geführt hat.*) Ebenso unrichtig und rein auf einer willkürlichen Annahme beruhend erweist sich das von *Wolf* für die Ossification der knorpligen Knochenanlagen aufgestellte wichtige Gesetz; denn schon eine oberflächliche Vergleichung der Verknöcherungszonen ganz verschiedenartiger Knochen lehrt die vollständige Uebereinstimmung der Ossificationsvorgänge in allen sich aus knorpliger Anlage entwickelnden Knochen.

Wolf basirt demnach seine Theorie eines ausschliesslich interstitiellen Wachsthums auf der einen Seite auf die Resultate seiner an wachsenden Thieren angestellten Experimente, auf der andern Seite aber auf Gründe und Bedenken, welche mathematischen Betrachtungen entnommen sind.

Was nun zunächst die Experimente *Wolf's* anbelangt, so sind dieselben von *Maas***) wiederholt worden. Derselbe erhielt jedoch in allen von ihm angestellten Versuchen genau dieselben Resultate, welche die früheren Experimentatoren, *Hunter*, *Duhamel* und namentlich *Flourens* bekommen hatten. Ganz dieselben Ergebnisse erhielt auch *Lieberkühn****) in einer von ihm angestellten Versuchsreihe.

In noch viel grösserer Ausdehnung hat dann *Wegner*†) an den verschiedensten Thieren nicht nur die Versuche der genannten älteren Experimentatoren wiederholt, sondern auch die von *Wolf* neu angegebenen nachgemacht. Die Versuche *Wegner's* führten aber ebenfalls zu genau denselben Ergebnissen, welche *Flourens* früher erhalten hatte, vermochten dagegen die abweichenden Resultate *Wolf's* auch nicht ein einziges Mal zu bestätigen. Da die letzteren bis jetzt, abgesehen von jener vorläufigen Mittheilung, noch nicht publicirt sind, so lässt sich natürlich über dieselben nicht weiter discutiren.

---

*) In seiner neuesten Publikation nimmt *Wolf* diese Behauptung gewissermassen zurück und spricht sich dahin aus, dass die typische Architektur erst vom dritten Lebensjahre an deutlich zu werden beginne. Vergl. *Wolf*: Zur Knochenwachsthumsfrage. Virch. Arch. LXI. pag. 420. Anmerkung 1.

**) *Maas*. Zur Frage über das Knochenwachsthum. Langenbeck's Arch. XIV. pag. 198.

***) Sitzungsberichte der Marburger naturf. Gesellschaft 1872. pag. 48.

†) *Wegner*: Ueber das normale und pathologische Knochenwachsthum. Virchow's Arch. LXI. pag. 44.

Endlich sind hier noch anzuführen die Versuche, welche *Bidder**) angestellt hat, um den Einfluss der epiphysären Knorpelscheiben auf das Längenwachsthum der Knochen zu ermitteln. *Bidder* fand, dass Reizung und Zerstörung derselben eine beträchtliche Hemmung im Längenwachsthum der Knochen zur Folge hat. Er hat damit direkt bewiesen, dass dasselbe abhängig ist von den epiphysären Knorpelscheiben und demnach letztere von der grössten Bedeutung für das Knochenwachsthum sind, gegenüber der Anschauung *Wolf's*, welcher in denselben nur eine bedeutungslose Jugendeigenthümlichkeit der Knochen sieht.**) Durch die Versuche von *Maas*, *Lieberkühn*, *Wegner* und *Bidder* sind demnach, wenn *Wolf* in der versprochenen Publikation seiner Experimente nicht bessere Gründe beibringt, seine Einwendungen gegen *Flourens* und die älteren Experimentatoren vollständig widerlegt worden.

Die Hauptstütze für seine Ansicht, dass das interstitielle Knochenwachsthum allein zulässig und allein möglich sei, findet *Wolf* in der Mathematik und führt sowohl in seiner älteren als namentlich auch in seiner jüngsten Arbeit verschiedene mathematische Gelehrte als Gewährsmänner dafür an. Indessen bei aller Achtung vor den mathematischen Wissenschaften kann man doch, wie *Wegner* mit Recht bemerkt, Mathematiker nicht als competente Beurtheiler***) physiologischer Vorgänge anerkennen. Denn letztere sind viel zu complicirt, als dass sie allein vom mathematischen Standpunkte aus unfehlbar richtig erklärt werden könnten. Ich halte demnach mit Rücksicht darauf, dass wir bisher weder auf dem Wege der mikroskopischen Forschung noch auf dem des Experimentes ein einziges sicheres Kennzeichen für die Knochenexpansion kennen gelernt haben, mit *Maas*, *Lieberkühn* und *Wegner* das Wachsthum der Knochen mit Erhaltung der ihnen eigenthümlichen Architektur auf dem Wege einer Combination von Appositions- und Resorptionsvorgängen, oder wie *Wolf* es bezeichnet, nach der Theorie der beständigen Architekturumwälzungen,†) nicht nur für möglich, sondern auch

*) *Bidder*: Experimente über die künstliche Hemmung des Längenwachsthums der Röhrenknochen durch Reizung und Zerstörung des Epiphysemknorpels. Arch. f. experiment. Pathologie I. pag. 248.

**) *Wolf*: Ueber die innere Architektur der Knochen. Virchow's Arch. L. pag. 439.

***) Die befragten Mathematiker haben freilich, wie *Wolf* ausdrücklich hervorhebt, bereitwilligst ihre Competenz in dieser Angelegenheit ihr Urtheil abzugeben erklärt. (Vergl. *Wolf*: Ueber die innere Architektur der Knochen etc. Virchow's Arch. L. pag. 430.)

†) *Wolf*: Zur Knochenwachsthumsfrage. Virchow's Arch. LXI. pag. 425.

für allein möglich. Diese Vorgänge darf man sich allerdings nicht, wie *Wolf* es zu thun scheint, in stürmischer Weise verlaufend denken, um so weniger, da sie sich ja auf die ziemlich lange Zeit des Knochenwachsthums vertheilen; sondern in derselben langsamen, gleichmässigen Weise, wie *Wolf* sich die Expansion des Knochengewebes denkt, kommt auch die nothwendige Architekturumwälzung zu Stande. Dabei findet aber nicht ein Wandern oder Verdrängtwerden der Knochenbälkchen aus der Epiphyse in die Diaphyse hin statt, sondern die mit dem fortschreitenden Wachsthum nothwendig werdenden Lagenveränderungen der Knochenbälkchen kommen dadurch zu Stande, dass an der einen Seite eines Knochenbälkchens Resorption, an der anderen gleichzeitig Apposition von Knochensubstanz stattfindet. Da nun das Knochenwachsthum nicht stossweise, sondern ganz allmälig erfolgt, so wird dann auch jedes Knochenbälkchen jederzeit die den Gesetzen der Statik entsprechende Lage einnehmen können, sodass es demnach auch nicht einmal besonderer provisorischer Hülfs- und Stützbalken bedarf*), um den von *Wolf* befürchteten Einsturz zu verhüten.

Endlich möchte ich hier noch einen Umstand erwähnen, der mir direkt gegen die Annahme einer Knochenexpansion als einzigem Faktor des postembryonalen Knochenwachsthums zu sprechen scheint. Ich finde nämlich, dass in den ersten Lebensjahren der Schenkelhals sich in einem stumpferen Winkel an den Körper des Femur ansetzt, als im späteren Alter. Diese Wachsthumsveränderung ist nun natürlich durch eine gleichmässige Expansion aller Knochentheilchen mit Erhaltung der geometrischen Aehnlichkeit gar nicht zu erklären. Denn in beiden Fällen verlaufen die Druck- und Zugbalken der Spongiosa ja in verschiedener Weise und kann die innere Architektur beider Knochen gar nicht geometrisch ähnlich sein, wie sich dies auch aus einer Betrachtung der von *Wolf* gegebenen Abbildungen Fig. 1, 3 und 4**) ergiebt. Die Veränderung in der Winkelstellung, welche sich mit dem Wachsthum herausbildet, muss also mit einer Architekturumwälzung Hand in Hand gehen, welche sich aber nur durch eine Combination von Resorptions- und Appositions-Vorgängen befriedigend erklären lässt.***)

---

*) Vergl. *Wegner* a. a. O. pag. 55.

**) Virchow's Arch. L. Taf. XI.

***) Diese Veränderung würde auch wohl kaum durch die neuerdings von *Wolf* angenommene ungleichmässige Expansion (Vergl. *Wolf*: Zur Knochenwachsthumsfrage. Virchow's Arch. LXI. pag. 447) zu erklären sein.

Uebrigens scheint *Wolf* seinen früheren Standpunkt, wonach keine Apposition an den Epiphysen stattfinden könne und dürfe, und jedes Ergebniss der mikroskopischen Forschung für die Apposition gegen die mathematische Wahrheit verstossen würde*), selbst nicht mehr haltbar zu finden; denn in seiner jüngsten Publikation präcisirt er denselben jetzt dahin, dass äussere Resorptionen und Appositionen in geringer Quantität mit den entsprechenden Architekturumwälzungen, während des normalen Knochenwachsthums vorkommen können,**) was er früher aus mathematischen Gründen für unmöglich erklärte.

Es liegt somit kein Grund vor in der postembryonalen Periode des Knochenwachsthums nach Ausbildung der ihnen eigenthümlichen Architektur einen anderen Wachsthumstypus anzunehmen, sondern das Knochenwachsthum ist, wie es a priori auch wahrscheinlich war, von der ersten Entwicklung an bis zur Vollendung ein vollständig einheitliches. Welche Einflüsse auf den Knochen es nun bewirken, dass in der postembryonalen Wachsthumsperiode sich die jedem Knochen eigenthümliche Architektur allmälig ausbildet, darüber können wir vor der Hand nur Vermuthungen aufstellen. Der Umstand, dass sie am Oberschenkel sich zu der Zeit ausbildet, wo derselbe in die ihm zukommenden Funktionen tritt, lässt daran denken, dass nun unter dem Einflusse der Belastung die den statischen Gesetzen entsprechende Architektur entsteht.***) Dass wenigstens letztere in gewissem Grade von der Funktionirung der Knochen abhängig ist, geht wohl aus der Thatsache hervor, dass bei der in Folge von Lähmungen sich ausbildenden excentrischen Atrophie die typische Architektur der betreffenden Knochen vollständig verloren geht

Durch meine Untersuchungen bin ich demnach zu ganz denselben Ergebnissen gekommen, welche *Kölliker* nach einer ganz anderen Methode erreicht hat. Ihm gebührt aber das grosse Verdienst, uns mit den histologischen Vorgängen der Knochenresorption und mit den Organen derselben, den Osteoklasten, genauer bekannt gemacht zu haben. Wenn ich dieselben in meiner bisherigen Darstellung nicht erwähnt habe, so ist dies nicht geschehen, weil ich sie etwa nicht beobachtet hätte, sondern

---

*) *Wolf*: Ueber die innere Architektur der Knochen. Virchow's Arch. L. pag. 441.

**) *Wolf*: Zur Knochenwachsthumsfrage. Virchow's Arch. LXI. pag. 451.

***) In wie bedeutendem Grade äussere Einflüsse auf das Wachsthum der Knochen bestimmend einwirken, geht aus den schönen Experimentaluntersuchungen *L. Fick's* (Ueber die Ursachen der Knochenform. Göttingen 1857) sehr deutlich hervor.

allein deshalb, weil *Strelzoff* die knochenauflösende Thätigkeit derselben weit zurückweist, und behauptet, dass es ein sicheres Kennzeichen einer Knochenresorption überhaupt nicht gebe.*) Ich habe im Gegentheil Osteoklasten und Howschipsche Lakunen ausnahmslos da gefunden, wo ich aus den früher erörterten Gründen eine Knochenresorption annehmen musste. Schon bei der Bildung der primordialen Markhöhle aus dem Verkalkungspunkte, dessen Resorption ja wohl Niemand bestreiten kann, habe ich Osteoklasten in grosser Zahl gefunden, welche den Balken verkalkter Knorpelgrundsubstanz in Andeutungen Howshipscher Lakunen anlagen. Besonders schön zeigte sich dies an der Innenseite des oben pag. 225 beschriebenen Unterkiefers (Taf. XXIII. Fig. 2), wo sie dicht gedrängt der inneren Fläche des verkalkten Knorpels in flachen, bogigen Gruben aufsassen. Weiter findet man sie in grosser Anzahl innerhalb der Verknöcherungszone, aber auch etwas entfernter davon zeigen sich einzelne endochondrale Knochenbalken von ihnen besetzt, deren Auflösung zur Erweiterung der engen Markräume und schliesslichen Bildung der Markhöhle sie bewirken. Zahlreiche Osteoklasten beobachtet man endlich an den sogenannten aplastischen Flächen, wo sie bisweilen in ganz zusammenhängender Reihe in mehr oder weniger ausgebildeten Howshipschen Lakunen gefunden werden. In der pathologischen Knochenzerstörung hat man die Howshipschen Lakunen von je her als durch Auflösung von Knochensubstanz entstanden angesehen und war man nur über den Bildungsmodus derselben im Unklaren. Jetzt hat nun *Wegner***) durch sorgfältige Beobachtungen gefunden, dass die pathologische Knochenresorption durch Vermittlung vielkerniger Zellen, identisch mit *Kölliker's* Osteoklasten, mittelst Bildung Howshipscher Lakunen erfolge, und damit die wichtigen Angaben *Köllikers* vollständig bestätigt. Durch die *Wegner*schen Beobachtungen scheint mir aber die knochenzerstörende Funktion der Osteoklasten ganz besonders sichergestellt zu sein, so dass nun wohl auch *Strelzoff* nicht länger Anstand nehmen wird, die Osteoklasten als Organe der Knochenresorption und die Howshipschen Lakunen als Effekte derselben anzuerkennen.

*) *Strelzoff* a. a. O. pag. 34.

**) *Wegner*: Myeloplaxen und Knochenresorption. Virch. Arch. LVI. pag. 523.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. XX.

Fig. 1. Längsschnitt durch die 2. Phalange des Zeigefingers eines menschlichen Embryo von 16 Wochen. Vergr. 30.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Verkalkungspunct.

Fig. 2. Längsschnitt durch die 1. Phalange des Zeigefingers eines menschlichen Embryo von 16 Wochen. Vergr. 30.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Verkalkter Knorpel.

d. Primordiale Markhöhle, gebildet durch Eröffnung der Knorpelhöhlen und Resorption der Knorpelgrundsubstanz.

e. Stelle, wo die gewucherte osteoplastische Schicht des Perichondrium den perichondralen Knochen perforirt hat.

Fig. 3. Längsschnitt durch die 2. Phalange des Zeigefingers eines menschlichen Embryo von 24 Wochen. Vergr. 15.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Verknöcherungsgrenze des endochondralen Knochens.

d. Markhöhle.

e. Foramen nutritium.

Fig. 4—6. Querschnitte durch den Femur eines menschlichen Embryo von 16 Wochen. *Fig.* 4. nahe der oberen Verknöcherungsgrenze, *Fig.* 5. und 6. etwas entfernter davon aus dem oberen Drittel des Femur entnommen. Vergr. 30.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Grundschicht des endochondralen Knochens.

d. Endochondrale Knochenbalken mit den Resten verkalkter Knorpelgrundsubstanz.

Fig. 7. Querschnitt durch den Femur nahe der unteren Verknöcherungsgrenze von einem menschlichen Embryo von 24 Wochen. Vergr. 15.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Grundschicht des endochondralen Knochens.

d. Endochondrale Knochenbalken mit den Resten verkalkter Knorpelgrundsubstanz.

e. Resorptionsstelle. (Aplastische Stelle *Strelzoff's.*)

Fig. 8. Querschnitt durch den Femur in der Mitte der Diaphyse von einem menschlichen Embryo von 24 Wochen. Vergr. 15.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Endochondraler Knochen mit Resten verkalkter Knorpelgrundsubstanz.

d. Markhöhle.

Taf. XXI.

Fig. 1—6. Querschnitte durch das Brustbeinende einer Rippe von einem menschlichen Embryo von 24 Wochen (aus einer Reihe aufeinander folgender und an der Verknöcherungsgrenze beginnender Schnitte ausgewählt). Vergr. 30.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Endochondraler Knochen.

d. Resorptionsfläche.

Fig. 7. Längsschnitt durch das Brustbeinende einer Rippe von einem menschlichen Embryo von von 24 Wochen. Vergr. 10.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Endochondraler Knochen.

d. Knorpel.

Fig. 8. Längsschnitt durch das Wirbelende einer Rippe von einem menschlichen Embryo von 24 Wochen. Vergr. 10.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Endochondraler Knochen.

d. Knorpel.

Taf. XXII.

Fig. 1—4. Sagittalschnitte durch die Scapula: *Fig.* 1 von einem 9 wöchentlichen, *Fig.* 2 von einem 16 wöchentl., *Fig.* 3 von einem 20 wöchentl. und *Fig.* 4 von einem 24 wöchentl. menschlichen Embryo. Vergr. 15.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Verkalkter Knorpel.

d. Endochondraler Knochen mit Resten verkalkter Knorpelgrundsubstanz.

e. Oberes Ende der Scapula.

f. Spina scapulae.

g. Unteres Ende der Scapula.

Taf. XXIII.

Fig. 1. Unterkiefer eines menschlichen Embryo von 12 Wochen. Frontalschnitt. Vergr. 15.

a. Perichondrium.

b. Gelenkknorpel im unteren Theil verkalkt.

c. Perichondraler Knochen.

d. Gelenkfläche.

e. Processus alveolaris.

Fig. 2. Unterkiefer eines menschlichen Embryo von 16 Wochen. Frontalschnitt. Vergr. 15.

a. Perichondrium.

b. Gelenkknorpel zum Theil verkalkt.

c. Perichondraler Knochen.

d. Gelenkfläche.

e. Processus alveolaris.

g. Resorptionsfläche des verkalkten Knorpels.

Fig. 3. Unterkiefer eines menschlichen Embryo von 24 Wochen. Frontalschnitt. Vergr. 15.

a. Perichondrium.

b. Gelenkknorpel.

c. Perichondraler Knochen.

d. Gelenkfläche.

e. Processus alveolaris.

f. Endochondrale Knochenbalken mit Resten verkalkter Knorpelgrundsubstanz.

g. Resorptionsfläche.

h. Verknöcherungsgrenze.

Fig. 4. Ein endochondraler Knochenbalken mit Resten verkalkten Knorpels aus *Fig.* 3. entnommen. Vergr. 250.

Fig. 5. Querschnitt durch den Femur eines 24 wöchentlichen menschlichen Embryo in der Gegend des Verkalkungspunktes. Vergr. 20.

a. Perichondrium.

b. Perichondraler Knochen.

c. Endochondraler Knochen.

d. Markhöhle.



Fig. 1

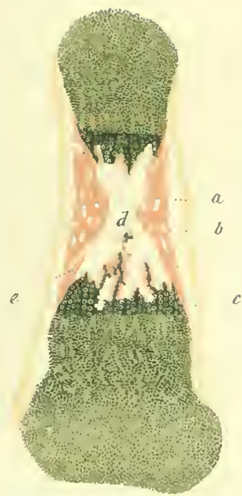


Fig. 3.

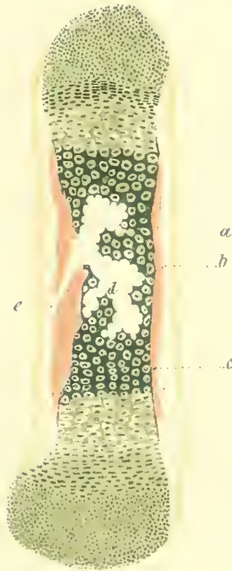


Fig. 2.

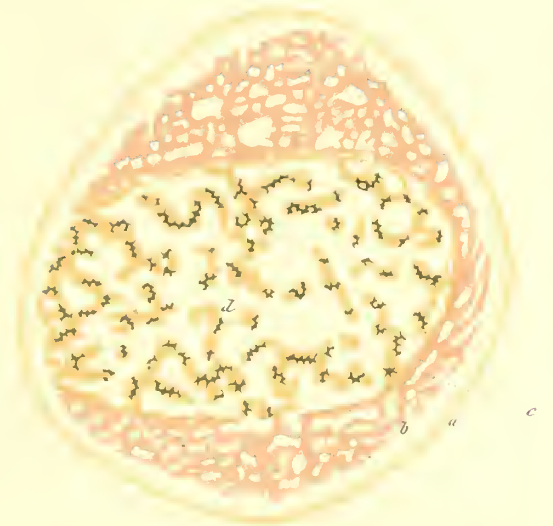


Fig. 7



Fig. 8.



Fig. 6.



Fig. 4.

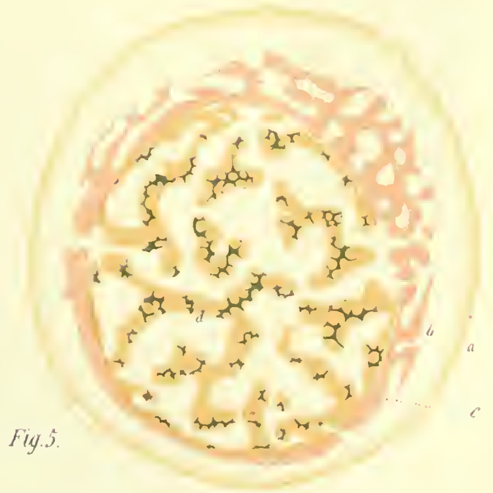


Fig. 5.

Steudener, del. ESCHEBACH & SCHAEFER, LEIPZIG.

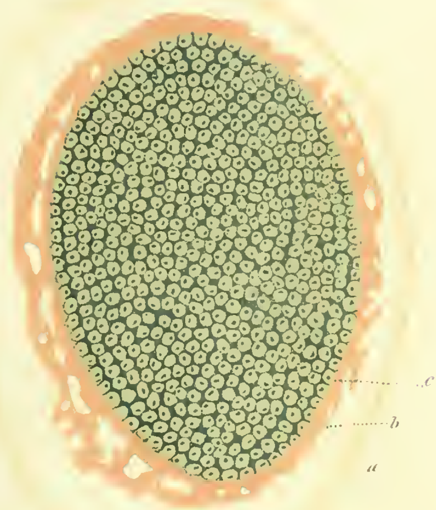


Fig. 1

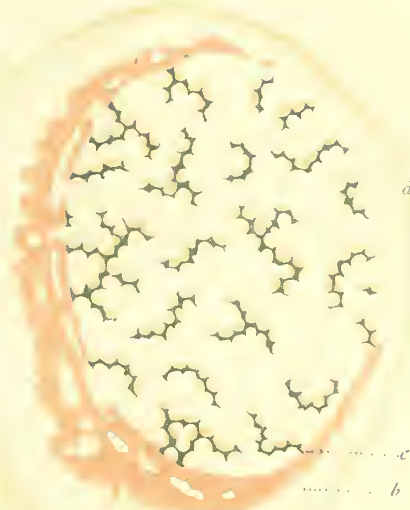


Fig. 2.



Fig. 7.

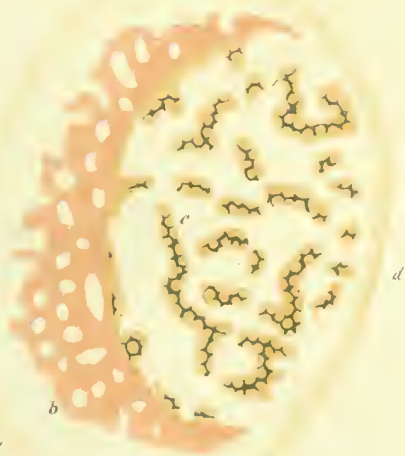


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

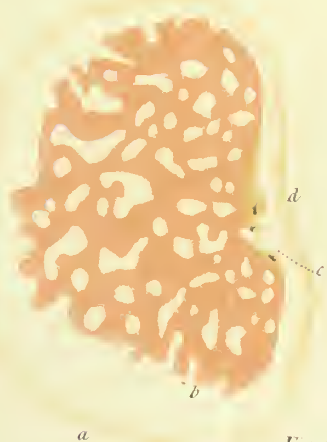


Fig. 6

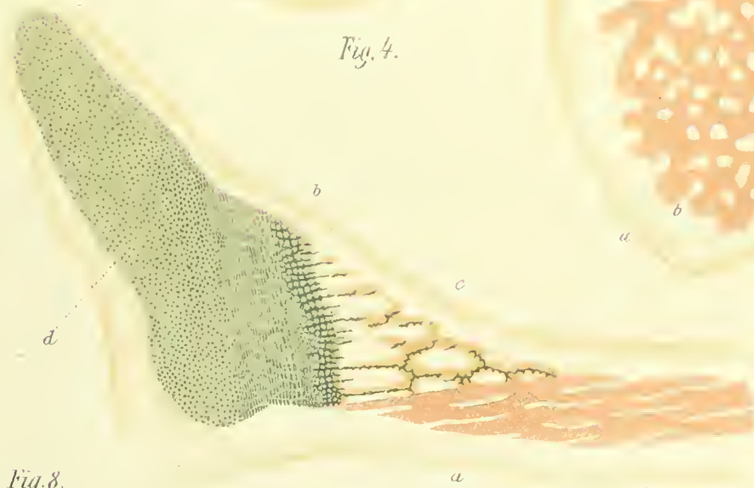
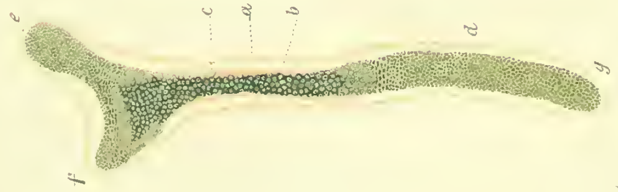


Fig. 8.

Steudener, del.
ESCHBACH & SCHAEFER, LEIPZIG



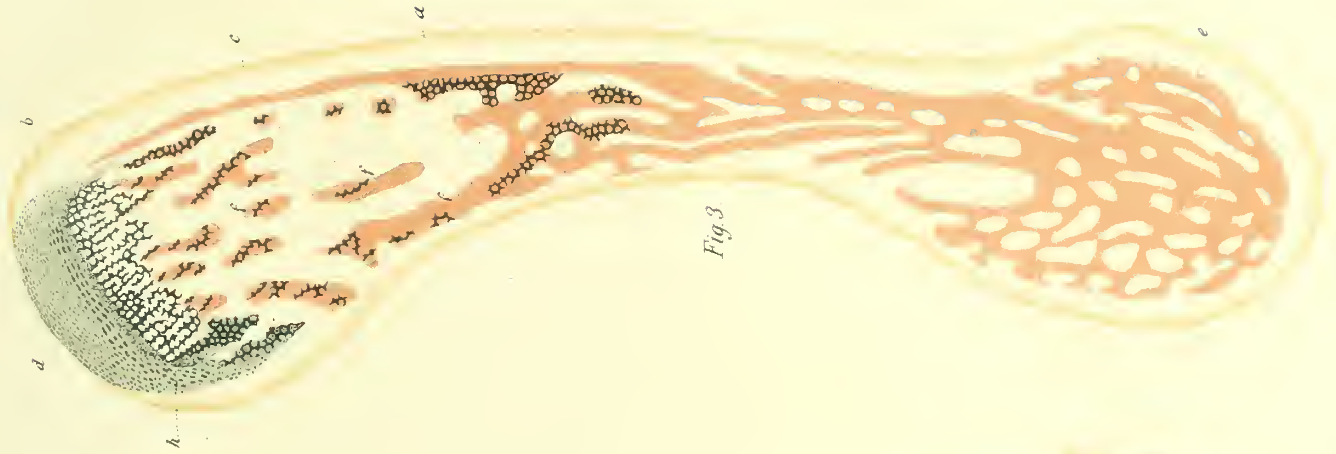






teudener del.

ESCHEBACH & SCHAFFER, LEI











Steudener, del.

Eschebach & Schaefer, Leipzig.